Œcol. Plant., 1975, **10** (1), 43-62

Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau

V. — Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières

A. FAILLE

Laboratoire d'Écologie Végétale,
Université de Paris-Sud
91405 *Orsay*

RÉSUMÉ

L'évolution des humus à la suite du clairièrage est étudiée par comparaison de vieilles futaies et de clairières qui s'y sont ouvertes depuis moins de deux ans.

Dans le Mull, la teneur en matière organique, le taux de saturation et le pH augmentent tandis que le rapport C/N diminue. L'activité biologique globale et la nitrification sont stimulées *in vitro*. *In situ*, la production d'azote minéral global ($N.NO_3 + N.NH_4$) est ralentie, mais la nitrification est plus active. Un accroissement des processus de réorganisation peut être envisagé.

Dans le Moder, la teneur en matière organique s'abaisse tandis que les autres caractères chimiques demeurent stables. *In vitro*, l'activité biologique n'est affectée que par un accroissement de l'ammonification nette. *In situ*, la minéralisation de l'azote évolue, comme sur mull, mais dans des proportions moindres, par réduction de la minéralisation globale et stimulation de la nitrification.

La strate herbacée semble jouer un rôle important dans l'évolution de ces humus.

SUMMARY

The evolution of humus is studied by comparing old forests and glades opened less than two years ago.

In Mull, the organic matter content, the saturation rate and the pH increase, while the C/N ratio decreases. Respiration rate and nitrification are stimulated *in vitro*. In the field, the production of total mineral nitrogen ($N.NO_3 + N.NH_4$) decreases, but nitrification is more active. An increase of reorganisation phenomenas may be thought of.

In Moder, the content of organic matter decreases whilst other characters remain constant. *In vitro* the activity is only affected by an increase in ammonification. In the field mineralisation of nitrogen is affected, as in mull, but with less intensity, by reduction of total mineral nitrogen and stimulation of nitrification.

The herb layer seems to play an important role in this humus evolution.

ZUSAMMENFASSUNG

Mittels eines Vergleiches von altem Hochwald und von Lichtungen die sich darin vor weniger als 2 Jahren ausgebildet haben wurde die Evolution von Humus nach Kahlschlag studiert.

Im Mull steigen der Gehalt an organischen Stoffen, die Saturationsrate sowie der pH an, während das C/N-Verhältnis absinkt. Die globale biologische Aktivität und die Nitrifikation *in vitro* sind angeregt. *In situ* ist die globale Mineralstickstoffproduktion ($N.NO_3 + N.NH_4$) verlangsamt, während die Nitrifikation aktiver erscheint. Eine Verstärkung der Reorganisationsprozesse dürfte in Frage kommen.

Im Moder sinkt der Gehalt an organischen Stoffen ab, während die weiteren chemischen Charakteristiken unverändert bleiben. Die biologische Aktivität wird *in vitro* nur durch eine Zunahme der netto-Ammonifikation beeinträchtigt. *In situ* läuft die Stickstoffmineralisation wie im Mull ab, wenngleich auch in geringerem Masse, durch Reduktion der globalen Mineralisierung und Stimulierung der Nitrifikation.

Der Krautschicht dürfte eine wichtige Rolle in der Evolution dieser Humusformen zukommen.

INTRODUCTION

Les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau, non soumises à l'exploitation ou très modérément exploitées depuis au moins trois siècles, constituent un exemple de forêt naturelle climacique exceptionnel pour la région parisienne et même pour l'ensemble des plaines du Domaine Atlantico-Européen. L'intérêt écologique d'une telle formation a bien été démontré par G. LEMÉE (1966) qui mettait en évidence, non seulement l'existence de plusieurs groupements floristiques, mais également une évolution cyclique de chacun d'eux en relation avec des peuplements d'âges différents et reproduisant ainsi dans l'espace les divers stades de la dynamique interne de ces biocœnoses. Ce processus cyclique est lié à l'ouverture de clairières. Le phénomène, résultant de la chute des arbres sous l'effet des tempêtes et de la mort sur pied des vieux sujets, constitue pour la biocœnose un véritable traumatisme. Il provoque localement un déséquilibre dont un des aspects les plus immédiats consiste probablement en une modification profonde du microclimat par accroissement du rayonnement, perturbation des régimes thermique et hydrique, entraînant à son tour de profonds effets sur les propriétés physicochimiques et sur l'activité biologique du sol. Plus ou moins rapidement, le tapis herbacé est lui-même modifié et est susceptible d'influer sur les caractères édaphiques; tout un jeu nouveau d'actions et de réactions s'établit entre le sol et la végétation.

Nous avons tenté, par ce travail, de préciser quelques-unes des conséquences de l'ouverture d'une clairière sur les deux principaux types d'humus rencontrés dans les réserves biologiques (mull acide et moder), notamment sur l'évolution de leur matière organique. Les processus de minéralisation de l'azote ont plus particulièrement retenu notre attention.

L'étude de la minéralisation de la matière organique des humus forestiers a fait l'objet de nombreux travaux parmi lesquels ceux de PH. DUCHAUFOUR, bien résumés dans son *Précis de Pédologie* (1970), font autorité. Les différences d'activité entre types d'humus ont été mises en évidence, notamment par PH. DUCHAUFOUR (1954), DUCHAUFOUR et POCHON (1955), LOSSAINT et ROUBERT (1964) et, plus récemment, par PRAAG et WEISSEN (1973) qui ont montré que le mull acide est, par sa capacité minéralisatrice, une des formes d'humus les plus favorables à la nutrition des arbres. Dans les futaies des réserves biologiques de Fontainebleau, G. LEMÉE (1966, 1967) confirme la supériorité du mull sur le moder et sur le mor, tant par le dégagement de CO_2 que par la minéralisation de l'azote. Peu d'auteurs, par contre, se sont intéressés à l'évolution des humus forestiers à la suite de modifications microclimatiques; seuls PH. DUCHAUFOUR (1953) et G. LEMÉE (1967) semblent avoir abordé ce problème dans les conditions naturelles.

PRÉSENTATION DU MILIEU.

Situées au nord-ouest de la ville, en bordure d'un « mont » calcaire recouvert d'une épaisseur variable de « limon des plateaux », les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau comportent plusieurs associations végétales décrites par G. LEMÉE (1966) et divers types de sols dont les principaux ont été analysés par A. M. ROBIN (1970). Sols et phytocœnoses sont interdépendants, ainsi qu'il ressort de la coïncidence de leurs distributions spatiales mise en évidence par la comparaison des cartes au 1/1 000e établies pour la parcelle dite « La Tillaie » (BOUCHON et coll., 1973). Ces réserves se présentent ainsi comme un complexe climacique de trois biocœnoses forestières distinctes :

– Un groupement de l'Asperulo-Fagion, essentiellement localisé sur des sols lessivés et bruns lessivés où l'humus est un mull acide.

– Un groupement du Quercion-robori-petraeae, établi sur les sols podzoliques et les podzols, plus rarement sur des néopodzols assez évolués; l'humus est alors un mor fibreux ou un moder-mor.

– Un groupement intermédiaire, représentant peut être le Luzulo-Fagion, qui repose typiquement sur des néopodzols à humus généralement de type moder.

Dans chacune de ces biocœnoses, le peuplement ligneux est assuré essentiellement par le Hêtre dont les stades successifs de la régénération sont représentés en une mosaïque de petites surfaces sensiblement équiennes, voisinant avec des clairières elles-mêmes d'âges variés. Nous avons limité le sujet de cette étude au stade des clairières récentes dans les deux groupements de l'ordre du Fagion, qui occupent la plus grande surface des réserves biologiques.

Bien qu'ainsi assez étroitement circonscrits, ces milieux offrent encore une diversité importante liée aux dimensions des clairières et à leur couverture herbacée.

L'analyse de la végétation nous a permis de reconnaître cinq groupements en étroite relation avec les trois associations de futaie. Cependant les traits les plus frappants et, vraisemblablement, les plus importants pour la dynamique des humus, sont les différences qui apparaissent très tôt, d'une part entre les clairières de l'Asperulo-Fagion et celles du Luzulo-Fagion, d'autre part entre les parties ensoleillées et ombragées d'une même clairière.

Sur le mull du sol lessivé, l'ouverture d'une trouée est très rapidement suivie d'un développement exubérant des espèces silvatiques, *Brachypodium silvaticum*, *Melica uniflora*, *Festuca heterophylla*, principalement dans les secteurs ombragés. En situation ensoleillée cet accroissement est un peu plus lent et s'accompagne parfois de l'apparition d'espèces rudérales héliophiles (*Urtica dioïca*, *Senecio jacobaea*, *Solanum dulcamara*, ...).

Sur le moder du néopodzol, le développement du tapis herbacé n'est jamais aussi spectaculaire. A l'ombre, on rencontre encore le Brachypode et la Mélique, si le sol n'est pas trop acide, mais la Fétuque domine le plus souvent; en situation ensoleillée on observe généralement une extension de *Carex pilulifera* et de *Polytrichum formosum*.

CARACTÈRES ÉTUDIÉS ET MÉTHODES

Nous proposant de comparer les humus de clairières récentes, ouvertes depuis moins de deux ans, à ceux de vieilles futaies voisines, nous avons retenu comme critères caractéristiques : le taux de matière organique, le rapport C/N, le pH et le taux de saturation en bases du point de vue chimique; le dégagement de gaz carbonique et la minéralisation de l'azote du point de vue biologique.

La teneur en matière organique fut évaluée directement par la méthode de la perte au feu qui donne des résultats satisfaisants avec ces sols très pauvres en argile et en carbonates.

Le carbone organique fut dosé par la méthode Anne et l'azote total par la méthode Kjeldahl.

Les mesures de pH ont été effectuées à l'aide d'un pH-mètre potentiométrique sur des suspensions de terre dans un volume égal d'eau distillée bouillie.

La somme des bases échangeables a été déterminée par la méthode de Bray et Willhite (1929) et la capacité totale d'échange par dosage de l'ammonium déplacé après percolation avec une solution normale et neutre de chlorure de calcium.

Le dégagement tellurique de gaz carbonique est un phénomène complexe (Dommergues, 1968). Il est néanmoins généralement considéré comme un des meilleurs critères permettant de juger de l'activité biologique globale d'un sol. Nous l'avons évalué sur des échantillons de terre de cinquante grammes amenés au voisinage de l'humidité équivalente et placés dans des bocaux d'un litre hermétiquement fermés maintenus en étuve à 28°C. Le CO_2, recueilli par de la soude, était mesuré tous les huit jours par dosage à l'acide chlorhydrique en présence de chlorure de baryum et de thymolphtaléine.

La minéralisation des composés azotés a été étudiée d'une part en conditions contrôlées, d'autre part *in situ*.

Des échantillons de cent grammes de terre, maintenus pendant six semaines à une humidité voisine ou légèrement inférieure à la capacité au champ et à une température de 28°C permettent d'apprécier ce qu'il est convenu d'appeler l'azote facilement minéralisable; celui-ci rend compte de l'activité potentielle de la microflore ammonifiante et nitrifiante.

L'étude de la minéralisation de l'azote *in situ* suppose que l'on puisse soustraire le sol au lessivage par les pluies et à l'absorption par les plantes. A cette fin, ENO (1960) et SCHREVEN (1968) enferment la terre dans des sacs de polyéthylène tandis que LEMÉE (1967) utilise des boîtes, ce qui présente l'avantage de conserver la structure du sol. C'est cette dernière méthode que nous avons utilisée : des boîtes métalliques cylindriques, d'un volume de 1 000 cm^3 sont enfoncées dans le sol, ouverture dirigée vers le bas, jusqu'à ce que leur fond affleure la surface de l'horizon A_1. Afin de comparer valablement l'activité réelle et l'activité potentielle, les boîtes sont installées au moment des prélèvements pour incubation et laissées en place pendant la même durée de six semaines. La terre évolue ainsi dans les conditions naturelles de température, mais à une humidité sensiblement constante correspondant à celle du sol au moment de la mise en place.

L'azote minéral, dosé selon la méthode de DROUINEAU et GOUNY sur les prélèvements initiaux et sur les échantillons incubés en étuve et *in situ*, permet d'apprécier la minéralisation nette.

Les caractéristiques hydriques, point de flétrissement permanent et humidité équivalente, ont également été déterminées, le premier au moyen d'une presse à membrane, la seconde à l'aide d'une centrifugeuse amenée à une vitesse correspondant à un pF voisin de 3. La quantité d'eau restant après centrifugation est, dans ces sols sableux, inférieure à la capacité au champ.

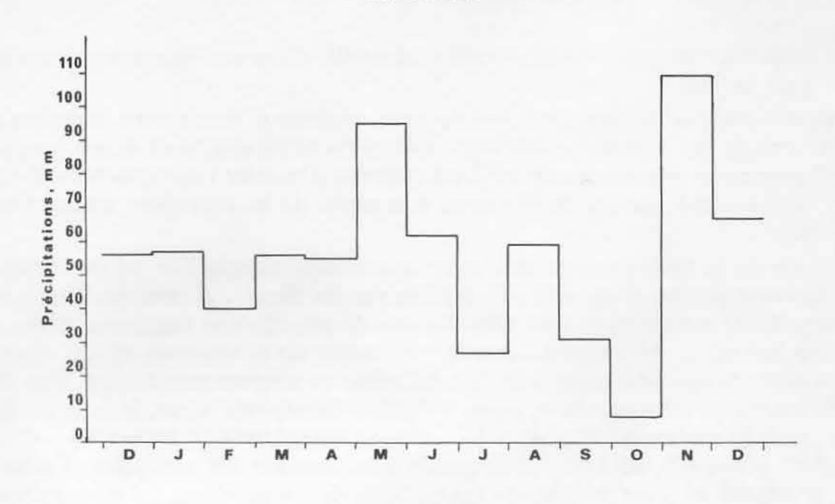
Les différents caractères édaphiques présentent, principalement dans les clairières sur néopodzol, une variabilité spatiale importante. De ce fait l'échantillon de terre prélevé dans chaque station d'une surface de vingt à trente mètres carrés a dû être constitué de dix à douze prises représentant chacune un volume de terre correspondant à la surface des boîtes cylindriques (78,5 cm^2) et à l'épaisseur de l'horizon A_1. Dans ces conditions, les moyennes ont pu être obtenues, pour chaque caractère, avec un écart ne dépassant jamais 10 %.

Les résultats ont, chaque fois qu'il était possible, été soumis à un traitement statistique selon la méthode de l'analyse de variance, de manière à comparer les moyennes obtenues pour les différentes stations.

CHOIX DES STATIONS

Six stations ont été retenues, correspondant aux deux principaux types d'humus et, sur chacun d'eux, à trois conditions d'exposition : futaie, clairière ombragée et clairière ensoleillée. Les clairières étaient ouvertes depuis dix-huit à vingt et un mois quand nous avons commencé cette étude.

Sur mull, la futaie est un échantillon typique de l'association, avec brachypode et mélique (recouvrement 60%). La clairière ombragée montre un développement



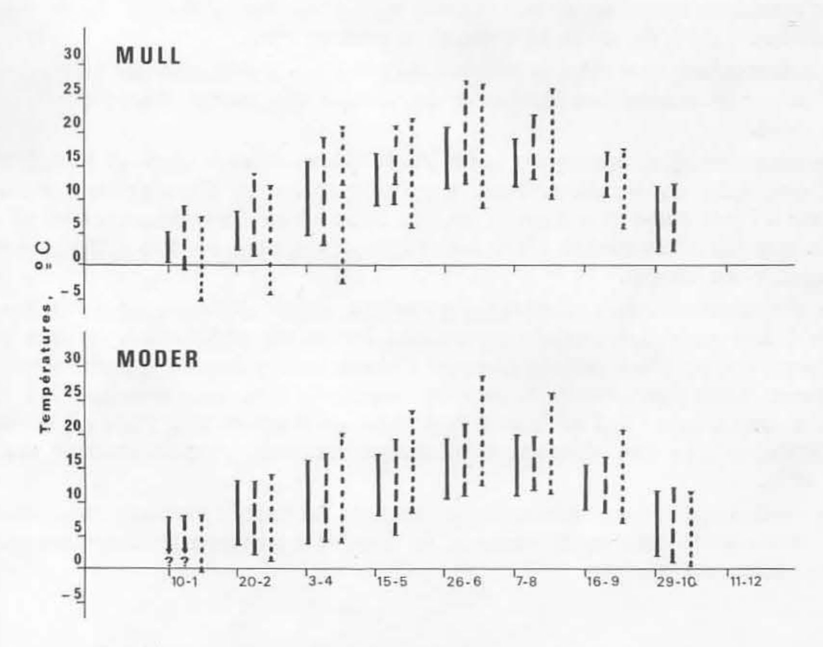


FIG. 1. — Précipitations mensuelles à Fontainebleau en 1969 et températures extrêmes relevées toutes les six semaines à 1 cm sous la surface de l'horizon A_1.
——— Futaie — — — Clair. ombragée - - - - - - Clair. ensoleillée

important de la strate herbacée (recouvrement 80%) dû essentiellement à l'extension de la fétuque et à l'apparition de *Poa nemoralis*. En situation ensoleillée, le recouvrement est total et est assuré presque exclusivement par le brachypode et la fétuque.

Les stations sur moder n'ont qu'un très maigre tapis herbacé (recouvrement 5 à 10%); on a remarqué en clairière ensoleillée le développement de *Polytrichum*

formosum et l'apparition de *Lonicera periclymenum* et *Carex pilulifera*, espèces acidiphiles.

Les prélèvements de sol ont été effectués toutes les six semaines, de janvier à décembre, en vue d'analyse et de mise en incubation pour l'étude de la minéralisation de l'azote; la minéralisation du carbone, moins fondamentale pour la végétation, n'a été envisagée qu'au début de l'été, période généralement reconnue pour correspondre au maximum d'activité.

Les températures extrêmes, relevées avec la même périodicité à un centimètre sous la surface de l'horizon A_1, renseignent sur les conditions thermiques de l'activité biologique *in situ*; la figure 1 traduit leur variation annuelle. On y remarquera principalement l'élévation des maxima qui entraîne un accroissement des amplitudes thermiques dans l'ordre : futaies, clairières ombragées, clairières ensoleillées. L'échauffement consécutif à l'insolation directe est plus prononcé sur moder que sur mull où la couverture herbacée, plus dense, assure une meilleure protection du sol; le refroidissement était maximum, au contraire, dans la station ouverte de l'Asperulo-Fagion, en raison de sa situation particulièrement dégagée.

L'humidité édaphique n'ayant pas été évaluée régulièrement, seules les précipitations présentées sur la figure 1 permettent de se faire une idée des variations des conditions hydriques.

RÉSULTATS

1. Caractères chimiques des humus.

L'ensemble des résultats est regroupé dans le tableau I.

Les humus des deux groupes de stations se différencient parfaitement : le pH et le taux de saturation sont plus élevés, la teneur en matière organique et le rapport C/N plus faibles dans le mull que dans le moder. La différence est aussi nette en clairières que sous futaies, même pour les taux de matière organique qui évoluent avec l'exposition de manière inverse sur les deux types de sols.

Signalons à ce propos qu'un premier sondage, effectué au cours de l'automne précédent dans des stations comparables, avait révélé des taux de matière organique très voisins pour le mull et le moder dans les clairières :

Sur mull		*Sur moder*	
Futaie	4,2 %	Futaie	8,3 %
Clair. ombragée à Mélique	6,7 %	Clair. ombragée à Mélique	4,6 %
Clair. ombragée à Brachypode	4,2 %	Clair. ensoleillée à Fétuque	3,3 %
Clair. ensoleillée à Brachypode	4,9 %		

TABLEAU I

Caractères chimiques des Humus

Stations		Taux de mat. org. %	N total ‰ terre sèche	C/N	Taux de saturation %	pH
MULL	Futaie	3,8	1,4	16,7	31	4,2
	Clair. ombragée	4,7	1,7	12,4	50	4,5
	Clair. ensoleillée	5,5	2,0	13,3	65	5,5
MODER	Futaie	10,8	3,3	18,4	22	3,6
	Clair. ombragée	8,4	2,8	17,2	24	3,7
	Clair. ensoleillée	7,0	2,3	18,7	19	3,6

Ces valeurs représentent :

— pour la matière organique et l'azote, la moyenne de neuf mesures périodiques,

— pour les autres caractères, le résultat d'une mesure effectuée au mois de juin.

Sur sol lessivé, le taux de matière organique tend à croître après établissement des clairières, alors que tous les autres caractères traduisent une amélioration de l'humus : élévation du taux de saturation et du pH, abaissement du rapport C/N. Sur néopodzol, le taux de matière organique diminue au contraire sous l'effet du clairièrage, tandis que les autres caractères demeurent sensiblement stables.

Nous avons porté une attention particulière à la qualité de la matière organique, c'est-à-dire à sa teneur en azote qui fut évaluée toutes les six semaines. Divers auteurs ont, en effet, montré que celle-ci, ou le rapport C/N, plus souvent pris en considération, influent grandement sur les processus de minéralisation de l'azote. Toutefois, DUCHAUFOUR (1970) souligne que, dans le cas des humus transformés et incorporés, comme les horizons A_1, « cet indice traduit l'activité biologique globale de l'humus qui peut donner lieu, selon les saisons, aussi bien à des processus de réorganisation de l'azote et d'humification qu'à la minéralisation de cet élément ».

La matière organique du mull, avec 37,4 $^0/_{00}$ d'azote en moyenne pour l'année et pour les trois stations est plus riche que celle du moder (32,7 $^0/_{00}$); la différence est hautement significative à l'analyse statistique. On peut donc prévoir une activité biologique plus intense dans le premier type d'humus que sans le second.

Sur chacun d'eux, la qualité de la matière organique varie peu avec l'exposition. Nous avons cependant observé sur mull un abaissement du rapport C/N dans les clairières qui permet d'y envisager une activité plus grande que sous futaie.

2. Activité biologique globale.

Les quantités de carbone minéralisé au terme de six semaines d'incubation à 28°C, rapportées à la matière organique, sont deux fois plus élevées dans le mull (37 $^0/_{00}$ en moyenne) que dans le moder (18 $^0/_{00}$).

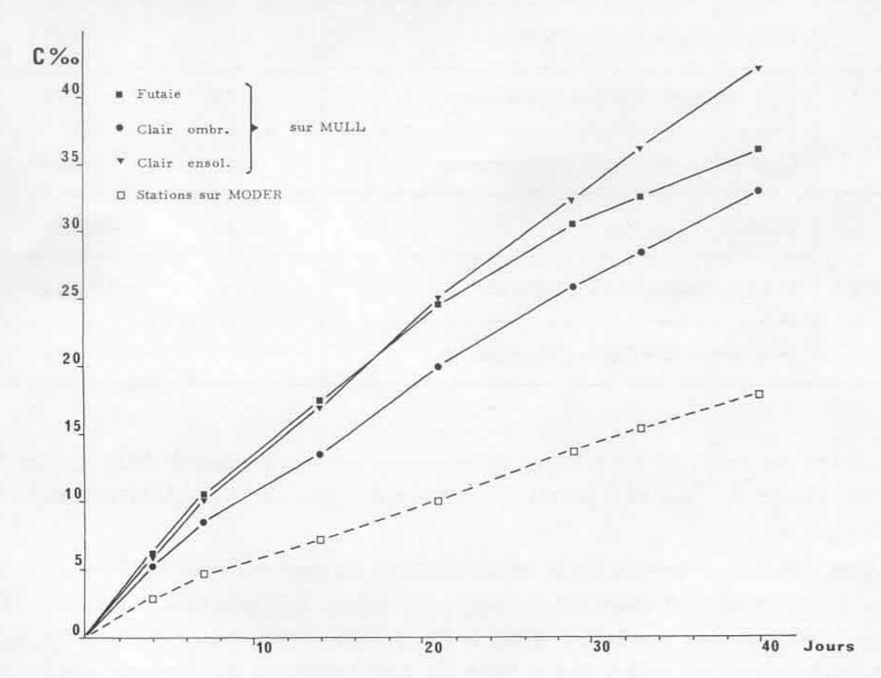


Fig. 2. — Carbone minéralisé ($^0/_{00}$ de la matière organique) en étuve à 28°C.

Sur chaque type d'humus elles varient peu en fonction de l'exposition; seul le mull de clairière ensoleillée a minéralisé sensiblement plus de carbone : 42 $^0/_{00}$ contre 36 $^0/_{00}$ pour la futaie et 33 $^0/_{00}$ pour la clairière ombragée.

L'allure des courbes cumulatives (*fig.* 2) révèle cependant plus de différences entre les stations. Leur pente, d'abord assez forte, diminue progressivement pour devenir constante après la quatrième semaine, traduisant ainsi une « vitesse de croisière » différente selon les échantillons. Elle est nettement plus élevée dans les mulls que dans les moders, très comparable pour les trois stations sur ce dernier type d'humus, assez nettement plus faible dans la futaie que dans les clairières

TABLEAU II

Taux de carbone minéralisé en étuve à 28°C
par des échantillons de terre prélevés en automne

Stations		C minéralisé	
		‰ terre sèche	% C organique
MULL	Futaie	0,98	4,68
	Clair. ombragée (faciès à Mélique)	1,26	5,07
	Clair. ombragée (faciès à Brachypode)	1,13	5,70
	Clair. ensoleillée (faciès à Brachypode)	1,49	6,48
MODER	Futaie	1,44	4,12
	Clair. ombragée (faciès à Mélique)	0,72	3,18
	Clair. ensoleillée (faciès à Fétuque)	0,47	2,82

dans le cas du mull; ici les vitesses de croisière vont en croissant dans l'ordre des stations : futaie (3,2 ‰ en 7 jours), clairière ombragée (4,8 ‰), clairière ensoleillée (6,0 ‰).

Une première approche de la minéralisation du carbone avait été faite au cours de l'automne précédent dans des stations semblables. L'incubation en étuve à 28°C pendant six semaines conduisait alors à des résultats plus tranchés (*tabl.* II), mais comparables pour le mull, dont le taux de minéralisation du carbone augmentait de la futaie à la clairière ombragée, puis à la clairière ensoleillée; par contre, il diminuait dans le même ordre sur moder. La différence d'activité entre les deux types d'humus, alors faible au niveau des futaies, était ainsi considérablement accrue dans les clairières.

3. MINÉRALISATION DE L'AZOTE.

L'étude de la minéralisation de l'azote a été abordée sous trois aspects complémentaires :

1°) par incubation en étuve à 28°C de la terre maintenue à une humidité voisine de l'« humidité équivalente »;

2°) par dosage de l'azote minéral accumulé dans les boîtes laissées *in situ*;

3°) par évaluation périodique des teneurs en azote minéral du sol en place.

a) *Minéralisation en étuve.*

Les courbes de la figure 3 traduisent l'évolution saisonnière de l'azote minéralisable en six semaines d'incubation; le tableau III indique les moyennes annuelles des taux d'azote minéralisé en six semaines. Les valeurs sont exprimées en pour-mille de l'azote total.

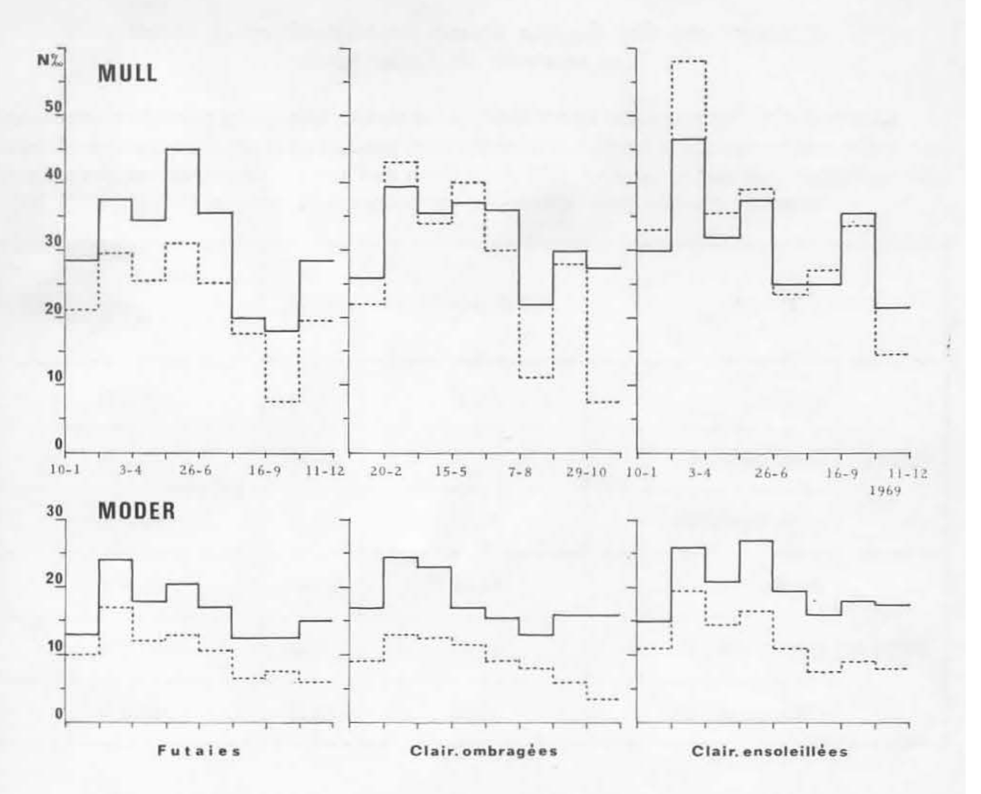


FIG. 3. — Azote minéralisé (°/oo de l'azote total) en étuve à 28°C par périodes de six semaines.
—— Azote minéral global ($N.NO_3 + N.NH_4$) ---- Azote nitrique

L'intensité des deux processus, ammonification et nitrification nettes, a varié au cours de la saison de manière assez comparable d'une station à l'autre; cette variation est significative à l'analyse statistique. Après un maximum très net au printemps ou au début de l'été, l'activité a ralenti jusque vers le mois de septembre; une reprise plus ou moins forte s'observe ensuite sur mull avant la chute hivernale.

Les moyennes des quantités d'azote minéral accumulées en six semaines ont été comparées statistiquement :

L'azote minéral global ($N.NO_3+N.NH_4$) qui traduit l'intensité des processus d'ammonification nette est près de deux fois plus élevé dans le mull (31,4 $^0/_{00}$) que dans le moder; sur ce dernier type d'humus, la différence entre la futaie et les clairières, bien que faible, est significative, par contre l'analyse de variance ne sépare pas les valeurs obtenues pour le mull.

TABLEAU III

Moyennes annuelles des taux d'azote minéralisable en six semaines (en pour-mille de l'azote total)

La stimulation des processus de nitrification est parfois telle que la microflore transforme en nitrates non seulement la totalité de l'ammonium produit au cours d'une période donnée, mais également une partie du stock initial. Le bilan de l'azote ammoniacal est alors négatif et la production de nitrates peut apparaître supérieure à la somme $N.NH_4 + N.NO_3$.

Stations		$N.NO_3 + N.NH_4$	$N.NO_3$	$\frac{N.NO_3}{N.NO_3 + N.NH_4} \times 100$
MULL	Futaie	31,03	21,91	70,6 %
	Clair. ombragée	31,57	26,90	85,2 %
	Clair. ensoleillée	31,71	32,96	103,9 %
MODER	Futaie	16,60	10,45	62,9 %
	Clair. ombragée	17,69	8,98	50,8 %
	Clair. ensoleillée	20,06	12,21	60,8 %

La nitrification nette (accumulation de $N.NO_3$) montre une différence encore plus grande entre les deux types d'humus : 27,3 $^0/_{00}$ en moyenne dans le mull contre 10,5 $^0/_{00}$ dans le moder. Pour le premier une différence significative existe entre la futaie et les clairières, mais non entre ces deux dernières; pour le second, seul l'humus de la clairière ensoleillée a montré une activité significativement plus élevée.

Si les quantités d'azote nitrique accumulées varient peu en fonction de l'exposition, les coefficients de nitrification (*tabl.* III) traduisent par contre un net effet stimulant du clairièrage sur ce processus dans le mull; dans le moder les productions

d'azote nitrique restent proportionnelles à celles d'ammonium, elles sont même un peu réduites en clairière ombragée.

b) *Minéralisation in situ.*

L'évolution saisonnière des phénomènes, que traduit la figure 4, correspond, ainsi que divers auteurs l'ont montré, à un maximum vernal ou estival – parfois marqué de périodes de plus faible accumulation – et à un minimum hivernal. Dans la plupart des stations la production d'azote minéral augmente, assez brus-

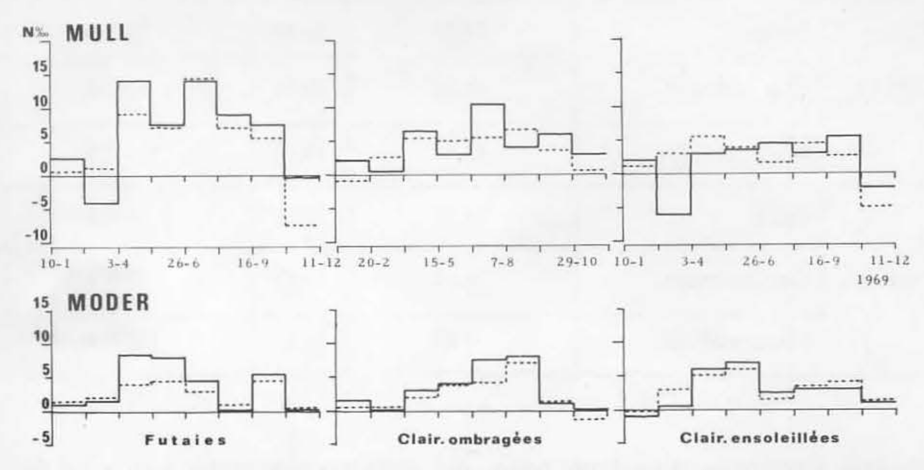


FIG. 4. — Azote minéralisé ($^0/_{00}$ de l'azote total) *in situ* par périodes de six semaines
—— Azote minéral global ($N.NO_3 + N.NH_4$) ---- Azote nitrique

quement dans la période du 2 avril au 15 mai , à laquelle correspond une élévation également brusque des températures maximales au-dessus de 15°C, alors que les minimums thermiques demeurent relativement faibles (3 à 4°C). La baisse automnale de minéralisation correspond également presque partout à un abaissement des maximums au-dessous de 15°C, accompagné alors d'une nette diminution des minimums. La variation saisonnière des processus de minéralisation nette de l'azote semble donc en relation assez étroite avec les maximums thermiques.

Si les courbes correspondant à chaque station reflètent bien le schéma classique de l'évolution saisonnière, des différences notables existent toutefois entre elles; les maxima, notamment, ne sont pas synchrones. Les quantités d'azote minéralisé en six semaines varient ainsi de manière non parallèle d'une station à l'autre et l'analyse statistique ne révèle que peu de différences significatives entre leurs moyennes. Les quantités produites au cours de l'année entière (*tabl.* IV) sont néanmoins parfois très dissemblables d'une station à l'autre.

Sous futaie, le mull a produit en un an près de deux fois plus d'azote minéral ($N.NO_3 + N.NH_4$) et de nitrates que le moder. Cette différence entre les deux types

TABLEAU IV

Productions annuelles d'azote minéral in situ *exprimées en pour-mille de l'azote total (même remarque que pour le tableau* III)

Stations		$N.NO_3 + N.NH_4$	$N.NO_3$	$\frac{N.NO_3}{N.NO_3 + N.NH_4} \times 100$
MULL	Futaie	50,71	36,49	71,9 %
	Clair. ombragée	34,85	28,78	82,6 %
	Clair. ensoleillée	13,94	16,77	120,5 %
MODER	Futaie	28,82	20,00	69,4 %
	Clair. ombragée	24,92	17,88	71,8 %
	Clair. ensoleillée	21,88	24,27	110,0 %

d'humus s'amenuise quand on passe aux clairières ombragées puis ensoleillées; les productions annuelles, en effet, diminuent nettement sur mull, alors que sur moder, l'accumulation d'azote minéral global ne s'abaisse que très légèrement et celle de nitrates tend à augmenter en situation ensoleillée.

Par ailleurs, des différences apparaissent entre les stations au niveau de l'intensité relative des deux processus fondamentaux de la minéralisation de l'azote.

Sur mull, l'azote ammoniacal libéré en six semaines est à peu près entièrement nitrifié jusqu'au mois d'octobre dans les deux stations, futaie et clairière ombragée; en clairière ensoleillée, la production d'azote nitrique est plus fréquemment supérieure à celle d'azote ammoniacal.

Sur moder, l'accumulation d'azote nitrique est nettement inférieure à celle d'azote ammoniacal en futaie – la différence s'accentue du printemps à l'été – ; elle est légèrement inférieure en clairière ombragée, égale ou supérieure en clairière ensoleillée.

A aucun moment et dans aucune station, les productions d'azote minéral *in situ* n'ont atteint les valeurs obtenues en étuve. Le tableau V donne les rapports des quantités accumulées en moyenne pendant six semaines dans les deux conditions.

Sous futaies, ces rapports sont du même ordre de grandeur dans les deux types d'humus. Mais, alors qu'ils varient peu sur moder en fonction de l'exposition,

ils diminuent considérablement sur mull, dans l'ordre futaie, clairière ombragée, clairière ensoleillée.

La différence entre les deux conditions d'incubation, maximum en hiver où l'activité *in situ* est à peu près nulle, fut minimum à la fin de l'été où l'accumulation d'azote minéral était encore importante dans le sol en place alors que nous observions une très nette baisse de production en étuve.

TABLEAU V

Rapport de l'azote minéralisé in situ *à l'azote minéralisable en étuve, exprimé en pour-cent.*

Stations		$N.NO_3 + N.NH_4$	$N.NO_3$
MULL	Futaie	20,4	20,8
	Clair. ombragée	13,8	13,4
	Clair. ensoleillée	5,5	6,4
MODER	Futaie	21,7	23,9
	Clair. ombragée	17,6	24,9
	Clair. ensoleillée	13,6	24,9

c) *Teneurs en azote minéral du sol en place.*

Les teneurs en azote minéral des humus en place résultent de l'importance relative des processus de minéralisation nette, de l'absorption par les végétaux et du lessivage; de ce fait elles varient de manière assez irrégulière au cours de l'année. L'importance des exportations et leur évolution en fonction de la saison sont ici traduites par les différences entre les taux d'azote minéral relevés à chaque période dans le sol en place et dans la terre des boîtes (*fig.* 5); elles sont très comparables pour l'azote nitrique et pour l'azote minéral global.

Au tout début de l'année, les différences sont très faibles ou nulles dans les stations ombragées sur moder; elles sont positives dans toutes les autres, traduisant un apport d'azote minéral dans les humus, vraisemblablement à partir de la litière susjacente. Dès le mois de mars cette différence devient négative et s'abaisse jusqu'à la fin juin dans la plupart des stations : le sol en place perd de plus en plus d'azote par suite de l'absorption radiculaire liée à la reprise de la végétation et sous l'effet

des précipitations. Le sol se recharge plus ou moins en azote dans le courant de l'été, les pluies, très faibles en juillet, n'ayant pas provoqué de lessivage; il en perd de nouveau dans la plupart des stations, vraisemblablement sous l'effet des précipitations du mois d'août. Enfin, les pertes d'azote minéral se réduisent plus ou moins au cours de l'automne qui fut particulièrement sec; seule la station ensoleillée sur mull accuse cependant un déficit important.

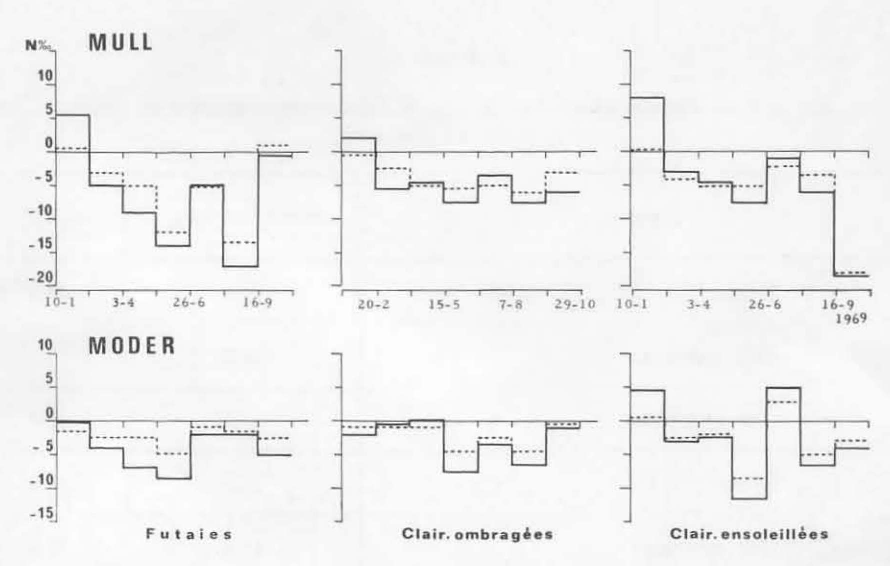


FIG. 5. — Différences entre les taux d'azote minéral (‰ azote total) en place, hors des boîtes et dans les boîtes
—— $N.NO_3 + N.NH_4$ ---- $N.NO_3$

Les exportations d'azote minéral n'apparaissent pas systématiquement différentes d'une station à l'autre; tout au plus sont-elles un peu plus grandes dans le mull que dans le moder, en rapport avec le développement plus important du tapis herbacé.

DISCUSSION

La comparaison de quelques caractères chimiques et biologiques des humus de clairières récentes et de vieilles futaies sur les deux principaux types de sols des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau nous permet de dégager certains effets précoces du clairiérage sur ces humus.

Sur mull, l'abaissement du rapport C/N, l'augmentation du taux de saturation et du pH traduisent une amélioration de l'humus tandis que sur moder ces caractères

demeurent sensiblement constants. La strate herbacée joue sans doute là un rôle important : se développant rapidement et abondamment sur sol lessivé, elle est susceptible :

1°) de fournir très tôt une abondante matière organique fraîche qui, selon G. LEMÉE (1971) renferme plus d'azote (1,7 à 1,9 ‰) que les feuilles du hêtre (1,1 ‰) et doit donc être plus rapidement décomposable.

2°) de stimuler l'activité de la microflore, voire de la microfaune, par augmentation de l'effet rhizosphère liée à une plus forte densité de racines et à une activité photosynthétique accrue. Un tel rôle des graminées silvatiques a bien été mis en évidence récemment par G. LEMÉE (1974).

La réduction du taux de matière organique du moder, consécutive au clairièrage, est en accord avec les observations de DUCHAUFOUR (1953) dans des forêts de résineux des Vosges et du Jura. On peut donc admettre, avec cet auteur, qu'une intense minéralisation a succédé à l'ouverture des clairières. Cependant, dans le mull, le taux de matière organique est, au contraire, plus élevé en clairières que sous futaie; l'équilibre entre les apports et les pertes par minéralisation est déplacé dans le sens d'une accumulation. Les apports sont ici essentiellement – voire exclusivement dans la station ensoleillée – le fait de la strate herbacée. Nous en avons évalué la production d'organes aériens dans plusieurs clairières; elle n'atteint que très rarement celle de litière sous futaie. La production de racines mortes n'a pas été déterminée mais il paraît peu vraisemblable qu'elle soit très importante dans ces jeunes peuplements. Aussi, plus qu'un accroissement de la production, une diminution de la minéralisation nette pourrait être à l'origine de l'augmentation du taux de matière organique dans le mull.

L'activité biologique globale potentielle, traduite par la minéralisation du carbone en étuve était plus importante à découvert que sous futaie dans le mull, plus faible ou comparable dans le moder. La considération des rapports C/N, indice traduisant bien, selon DUCHAUFOUR (1970), l'activité biologique globale, nous permet d'envisager des différences de même sens *in situ*.

Ainsi, sur moder, où nous observons des taux de matière organique plus faibles en clairières que sous futaie, l'activité biologique globale ne diffère pas d'une station à l'autre au bout de deux ans. L'activation de la minéralisation, seule susceptible de conduire à un abaissement du taux de matière organique, aurait donc été de très courte durée.

Sur mull, où les taux de matière organique plus élevés en clairières que sous futaie, nous amenaient à envisager une réduction de la minéralisation nette, l'activité biologique est, au contraire, accrue. Celle-ci doit donc correspondre à d'importants phénomènes d'humification et, sans doute, de réorganisation de l'azote contribuant à l'abaissement du rapport C/N.

La minéralisation des composés azotés a varié, aussi bien en étuve que *in situ*, en fonction des trois facteurs envisagés : les conditions d'exposition, le type d'humus, la saison.

La variation saisonnière de l'activité biologique *in situ* est un phénomène bien connu et G. LEMÉE (1966, 1967) l'à déjà mis en évidence, dans les *réserves biologiques de Fontainebleau*, au stade de futaie où il observe un premier maximum en mai-juin et un second en fin d'été. Si l'on s'accorde généralement à en reconnaître la cause dans l'évolution des conditions thermiques et hydriques, il semble toutefois que les facteurs climatiques ne soient pas seuls en cause. Divers auteurs ont montré l'influence de la date du prélèvement sur les résultats d'incubation *in vitro* (DOMMERGUES 1962, LEMÉE 1967, BONNEAU 1971) et nous avons observé deux maximums annuels du taux d'azote facilement minéralisable : l'un, très net, au début de l'été; l'autre, plus discret, en automne. Par ailleurs, la phase estivale d'intense activité fut généralement interrompue par des périodes de plus faible accumulation, particulièrement bien marquées dans le mull. Nous sommes tentés d'y voir l'effet des processus de réorganisation de l'azote que divers auteurs ont reconnu exister en été dans les humus doux; à moins qu'elles ne traduisent l'épuisement périodique des substrats les plus aisément minéralisables.

La minéralisation des composés azotés a varié en fonction des stations, de manière différente en conditions contrôlées et *in situ*.

La minéralisation potentielle, toujours plus active dans le mull que dans le moder, était stimulée par le clairiérage, en accord avec les observations de G. LEMÉE (1967) dans une forêt d'Alsace. Cette stimulation a affecté principalement l'ammonification dans le moder et la nitrification dans le mull.

In situ nous avons observé un ralentissement de l'activité minéralisatrice dans les clairières alors que G. LEMÉE (1967) et PH. DUCHAUFOUR (1953) notent une stimulation; toutefois ce dernier auteur souligne combien cet effet est de courte durée. Ainsi, dans les stations que nous avons étudiées, les conditions naturelles seraient devenues défavorables aux microorganismes minéralisateurs d'azote au bout de deux ans, alors que la matière organique demeure aisément minéralisable. Cet effet dépressif affecte essentiellement les processus d'ammonification et est particulièrement sensible dans le mull; dans les deux types d'humus, mais spécialement dans le mull, la nitrification est encore stimulée par le clairiérage au point que les quantités d'azote nitrique accumulées sont supérieures à celles de l'azote minéral global. La production d'azote minéral apparaît donc limitée dans les clairières, essentiellement par suite d'un ralentissement de l'ammonification. Plutôt qu'une inhibition des microorganismes ammonificateurs, il nous paraît vraisemblable d'envisager une activation des processus de réorganisation de l'ammonium; ceux-ci seraient alors plus intenses dans le mull que dans le moder.

En conclusion, la conséquence la plus immédiate du clairièrage serait, en accord avec DUCHAUFOUR (1953), une minéralisation active, mais de courte durée, entraî-

nant une diminution notable du taux de matière organique et la libération de quantités importantes d'azote assimilable par les plantes. Dans les clairières que nous avons étudiées, dont l'ouverture remonte à près de deux ans, cette phase paraît achevée et l'évolution se poursuit de manière différente d'un sol à l'autre.

Sur sol lessivé, la strate herbacée se développant rapidement et abondamment favorise l'activité biologique par effet rhizosphère et apport de matière organique aisément décomposable. La minéralisation reste potentiellement élevée au cours de la deuxième année et se traduit, *in situ*, par une active nitrification. Divers phénomènes nous ont amené à envisager cependant un accroissement des processus de réorganisation dans le mull. Liée à la production herbacée, cette activité conduit à augmenter le taux de matière organique, le taux de saturation et le pH, tandis que s'abaisse le rapport C/N. Le clairièrage a donc entraîné, au cours des deux premières années, une amélioration du mull.

Sur néopodzol, la végétation herbacée ne se développe guère et le sol reste longtemps à découvert. La minéralisation, non compensée par des apports nouveaux, entraîne une réduction du taux de matière organique et un épuisement des substrats facilement minéralisables. L'activité biologique ralentit alors et, au bout de deux ans ne diffère guère en clairière et sous futaie. A ce moment, les différents caractères de l'humus ne révèlent que la réduction du taux de matière organique mais, selon Duchaufour (1953), dans les sols siliceux, après la période d'activation initiale, « assez rapidement une phase défavorable lui succède, marquée au contraire par un ralentissement de l'activité microbienne et une acidification de l'humus ».

L'observation de clairières plus âgées devrait nous permettre de juger des effets ultérieurs.

BIBLIOGRAPHIE

Bonneau M., 1971. — Nouvelles observations sur la minéralisation de l'azote dans deux sols des Hautes Vosges. *Sc. du Sol*, **1**, 31-46.

Bouchon J., Faille A., Lemée G., Robin A. M., Schmitt A., 1973. — *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau.* Orsay, 12 p.

Bray R., Willhite F., 1929. — *Ind. Eng. Chem. Anal. edit.* **1**, 144 p.

Dommergues Y., 1962. — Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche. *Ann. Agron.*, **13**, 265-324 et 391-468.

Dommergues Y., 1968. — Dégagement tellurique de CO_2. Mesure et signification. Rapport général. *Ann. Inst. Pasteur*, **115**, 627-656.

Drouineau G., Gouny P., 1947. — Contribution à l'étude du dosage de l'azote nitrique par la méthode de Dewarda. *Ann. Agr.*, **17**, 154-164.

Duchaufour Ph., 1953. — De l'influence de la chaleur et des radiations sur l'activation de l'humus forestier. *R. F. F.*, **5**, 204-212.

DUCHAUFOUR PH., 1954. — Essai d'ammonification et de nitrification de différents humus forestiers. *C. R. Acad. Sc.*, **239**, 998-999.

DUCHAUFOUR PH., 1970. — Précis de Pédologie. Masson et Cie, Paris.

DUCHAUFOUR PH., POCHON J., 1955. — Note sur la biologie des humus forestiers. *Ann. Inst. Pasteur*, **88**, 261-265.

ENO C. F., 1960. — Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Sc. Soc. Amer. Proc.*, **24**, 277-279.

LEMÉE G., 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113**, 305-323.

LEMÉE G., 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers *in situ. Œcol. Plant.*, **2**, 285-324.

LEMÉE G., 1974. — Influence du peuplement graminéen forestier sur les caractères et l'activité biologique d'un mull acide (sous presse).

LEMÉE G., BICHAUT N., 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *Œcol. Plant.*, **6**, 133-149.

LOSSAINT P., ROUBERT R. M., 1964. — La minéralisation de l'azote dans quelques humus forestiers acides. *Ann. Inst. Pasteur*, **107** (suppl.), 178-187.

PRAAG H. J. VAN, WEISSEN F., 1973. — Elements of a functional definition of oligotroph humus based on the nitrogen nutrition of forest stands. *J. Appl. Ecol.*, **10**, 569-583.

ROBIN A. M., 1970. — Contribution à l'étude du processus de podzolisation sous forêt de feuillus. *Sci. du Sol*, **1**, 63-83.

SCHREVEN D. A. VAN, 1968. — The production of mineral nitrogen by soil samples contained in polyethylen bags, under field conditions and in the laboratory. *Plant and Soil*, **29**, 170-183.